

毛冠菊属舌片的微形态特征及其系统学意义

高天刚 陈艺林

(中国科学院植物研究所 北京 100093)

Microcharacters in the ligules of *Nannoglottis*
(Compositae) and their systematic significance

GAO Tian-Gang CHEN Yi-Lin

(Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract The systematic position of the taxonomically controversial *Nannoglottis* is investigated based on SEM observation on microcharacters of the ligules in eight species of the genus. All the species are characterized by having an adaxial epidermis of the ligules consisting of oblong, tabular cells, with the radial and tangential walls being straight; the outer wall with a characteristic thickening along the median plane of the cell; the median plane of the cuticle of outer wall with a pattern of longitudinal rugose stripes; and no systematic connection between the patterns of adjacent cells. This supports a close affinity between the genus *Nannoglottis* and Astereae, and also indicates the unique systematic position of this genus in the tribe. These results agree with those of the study of the phylogeny of Astereae using ITS sequences. The evolutionary trends of some microcharacters and the utility of microcharacters in the taxonomy of some species of *Nannoglottis* are also discussed.

Key words *Nannoglottis*, microcharacter, scanning electron microscope, systematic position.

摘要 在扫描电镜下观察了毛冠菊属*Nannoglottis* 8种植物舌片的微形态特征,以探讨其颇有争议的系统位置。所有种类舌片近轴面的细胞为板状,长圆形;径向、切向壁直;外壁特征性突起,外壁中央为纵向皱纹,相邻细胞之间的纹饰无系统连接。这些特征表明毛冠菊属和紫菀族Astereae关系密切,但它在紫菀族内的系统位置可能比较特殊。这些结果和依据ITS序列推测的紫菀族系统发育的结果相吻合。文中还讨论了一些微形态性状的演化趋势以及微形态性状在毛冠菊属部分种类分类中的应用。

关键词 毛冠菊属;微形态性状;扫描电镜;系统位置

毛冠菊属*Nannoglottis* Maxim.共有9个种,主要分布于青藏高原地区(Gao & Chen, 2003)。该属头状花序的舌状花和管状花之间有一层丝状的雌花,这一特征在菊科植物内非常独特。因形态特殊,该属自建立以来,系统位置一直颇有争议,先后被置于4个族:旋覆花族Inuleae (Maximowicz, 1881)、千里光族Senecioneae (Hoffmann, 1890; 林镕, 陈艺林, 1965)、紫菀族Astereae(Handel-Mazzetti, 1937; Grierson, 1964; Grau, 1977; Jeffery & Chen, 1984; Zhang & Bremer, 1993; Bremer, 1994; Nesom, 1994; Liu et al., 2000)和Liabeae族(林镕,陈艺林, 1965)。Franchet (1896)甚至曾认为毛冠菊属是介于旋覆花族和千里光族之间的一个中间类型。在《中国植物志》中毛冠菊属没有被收录。

2004-07-15 收稿, 2004-10-19 收修改稿。
基金项目: 中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-1-06B)(Supported by the Knowledge Innovation Project of the Chinese Academy of Sciences (Grant No. KSCX2-1-06B))。

菊科植物舌片近轴面表皮细胞的微形态性状变异很大,这些性状在科内不同等级水平上的分类是有用的(Hansen, 1991; Jeffrey, 1995; Karis et al., 2001),而且舌片在菊科植物的传粉过程中扮演重要角色(Baagøe, 1977)。对其微形态进行研究,结合其功能,有可能对相关类群的分类及进化趋势做出推测。这样的资料在菊科各个族内已经积累很多。丹麦的Baagøe(1977)研究了菊科275个种(分属111个属)舌片近轴面的微形态性状,归纳出3种舌片类型:I.舌片近轴面具乳头状突起(papillose);II.舌片近轴面纵向条纹状(longitudinally striped);III.舌片近轴面板状细胞状(tabular celled)。其中,第一种类型又被称为向日葵型(Helianthoid type),其特征为舌片近轴面表皮由乳头状的、近等径的细胞组成,其细胞径向壁和切向壁通常为波状,有时直而具齿,有时无齿。这一类型在向日葵族Heliantheae和春黄菊族Anthemideae中最典型。第二种类型又被称为帚菊木型(Mutisioid type),其特征为舌片近轴面表皮细胞长圆形,板状,径向和切向壁直,外壁达10(-15) μm ,纵向伸展,连续几个细胞而不间断,或者有时在切向壁上略微凹陷。这种类型见于帚菊木族Mutisieae、金盏花族Calenduleae和Arctoteae族。第三种类型又被称为千里光型(Senecionoid type),其特征为舌片近轴面表皮细胞长圆形,板状,径向和切向壁直,有时呈波状,外壁薄,细胞均匀加厚,独有紫菀族沿细胞中央纵向特征性加厚。角质层具横向或纵向的多少皱缩的条纹,相邻细胞之间无系统连接(systematic connection)。这一类型见于所有紫菀族的种类,大部分旋覆花族、Liabeae族、Blennospermatinae和大部分千里光族,也见于部分Arctoteae族和金盏花族。

迄今为止,国内尚没有关于菊科舌片形态特征的研究,毛冠菊属的这一重要性状也从未被观察过。我们观察了毛冠菊属8种植物舌片近轴面表皮细胞的形状及纹饰,旨在提供该属植物舌状花的微形态学资料,并以此探讨该属的系统位置。

1 材料和方法

观察部位是舌状花舌片的近轴面。全部材料都取自处于盛花期的居群,在野外将头状花序直接用FAA固定。材料自FAA中取出后用70%酒精清洗,然后保存到新的70%酒精中;实验之前转移至95%酒精中过夜,脱水,干燥后将材料直接粘到金属台上的双面胶上,喷镀后在HITACHI-800型扫描电镜下观察。凭证标本见表1,存放于中国科学院植物研究所标本馆(PE)。

2 观察结果

对毛冠菊属8种植物(按照Gao和Chen (2003)所给出的系统排列)的观察结果如下。

2.1 单头组sect. *Monocephala* T. G. Gao & Y. L. Chen

青海毛冠菊:细胞板状,长方形,径向、切向壁直,外壁特征性加厚,中央具纵向条纹或皱纹(图1-6),近端的细胞无横向皱纹(图1-3),向远端时细胞两侧出现稀疏的、不明显的横向皱纹(图6)。

表1 材料来源

Table 1 Source of materials

分类群 Taxon	地点 Locality	凭证标本 Voucher
毛冠菊 <i>Nannoglottis carpesioides</i> Maxim.	青海循化 Xunhua, Qinghai	高天刚 (T. G. Gao) 99102 (PE)
厚叶毛冠菊 <i>N. delavayi</i> (Franch.) Ling & Y. L. Chen	云南丽江 Lijiang, Yunnan	高天刚 (T. G. Gao) 99505 (PE)
狭舌毛冠菊 <i>N. gynura</i> (C. Winkl.) Ling & Y. L. Chen	四川道孚 Dawu, Sichuan	高天刚 (T. G. Gao) 99302 (PE)
玉龙毛冠菊 <i>N. hieraciphylla</i> (Hand.-Mazz.) Ling & Y. L. Chen	云南中甸 Zhongdian, Yunnan	高天刚 (T. G. Gao) 99708 (PE)
宽苞毛冠菊 <i>N. latisquama</i> Ling & Y. L. Chen	云南丽江 Lijiang, Yunnan	高天刚 (T. G. Gao) 99605 (PE)
大果毛冠菊 <i>N. macrocarpa</i> Ling & Y. L. Chen	西藏波密 Bomi, Xizang	高天刚 (T. G. Gao) 99806 (PE)
青海毛冠菊 <i>N. ravida</i> (C. Winkl.) Y. L. Chen	青海称多 Chindu, Qinghai	高天刚 (T. G. Gao) 99106 (PE)
云南毛冠菊 <i>N. yuennanensis</i> (Hand.-Mazz.) Hand.-Mazz.	四川理县 Li Xian, Sichuan	高天刚 (T. G. Gao) 99407 (PE)

2.2 毛冠菊组sect. *Nannoglottis*

2.2.1 长舌系ser. *Delavayanae* Ling & Y. L. Chen

厚叶毛冠菊:细胞板状,长,径向、切向壁直,外壁特征性加厚,具纵向的皱纹(图7-9),向远端时,细胞两侧出现极不明显的稀疏的横向皱纹(图9),相邻细胞的纹饰无系统连接。

狭舌毛冠菊:细胞板状,长,径向壁、切向壁直,外壁特征性加厚,中央具纵向的皱纹,细胞近端两侧具极不明显的横向皱纹(图10-14),向远端时,细胞两侧横向皱纹逐渐增多,相邻细胞间的纹饰无系统连接(图13,14)。

宽苞毛冠菊:细胞板状,长,切向、径向壁直(图15),外壁特征性加厚(图16),中央具纵向的条纹或皱纹,没有横向皱纹出现(图17),相邻细胞间的纹饰无系统连接(图17)。

大果毛冠菊:细胞板状,长,切向、径向壁直(图18),外壁特征性加厚(图19),中央具纵向的条纹或皱纹,没有横向皱纹(图20,21),相邻细胞间的纹饰无系统连接(图18)。

2.2.2 短舌系ser. *Nannoglottis*

毛冠菊:细胞板状,长形,径向、切向壁直(图22),外壁明显加厚,中央为纵向的皱纹,两侧为横向条纹(图23-25),近端和远端没有明显差别,相邻细胞之间的纹饰无系统连接(图26)。

玉龙毛冠菊:细胞板状,细长,径向、切向壁直(图27,28),外壁中央特征性加厚,全是稀疏的纵向皱纹(图29),相邻细胞之间的纹饰无系统连接(图27)。

云南毛冠菊:细胞板状,长形,径向、切向壁直,外壁特征性加厚,中央为纵向皱纹,两侧为横向条纹(图30-33),远端细胞的横向条纹逐渐明显,而且增多(图33),相邻细胞之间的纹饰无系统连接。

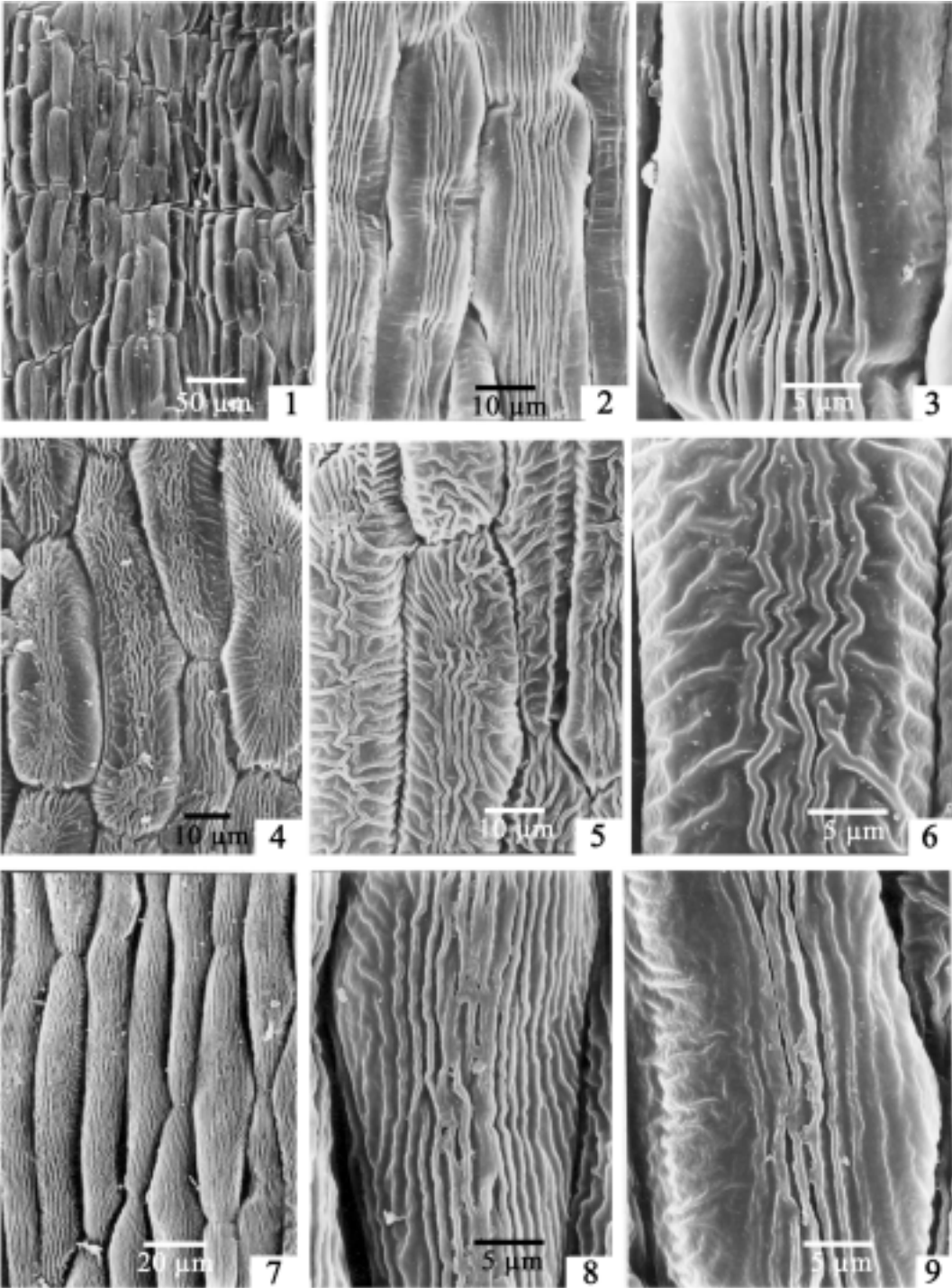


图1-9 扫描电镜下毛冠菊属舌片近轴面的微形态 1-6. 青海毛冠菊。1-3. 近端。4, 5. 中部。6. 远端。7-9. 厚叶毛冠菊。7, 8. 近端。9. 远端。
Figs. 1-9. SEM micrographs of the adaxial surface of the ligules in *Nannoglottis*. 1-6. *N. ravida*. 1-3. Proximal end. 4, 5. Middle. 6. Distal end. 7-9. *N. delavayi*. 7, 8. Proximal end. 9. Distal end.

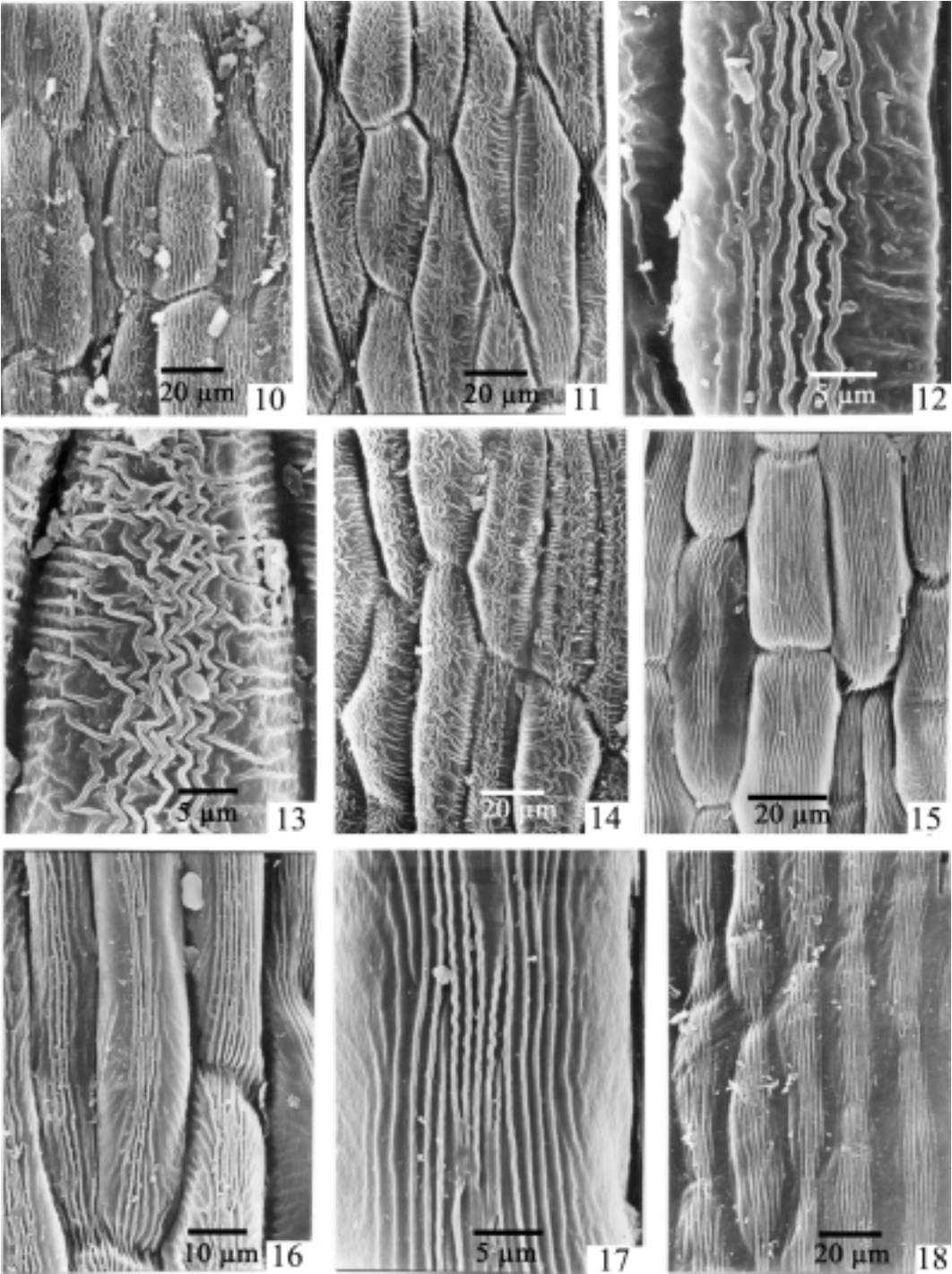


图10-18 扫描电镜下毛冠菊属舌片近轴面的微形态 10-14. 狭舌毛冠菊。10. 近端。11, 12. 中部。13, 14. 远端。15-17. 宽苞毛冠菊。15, 16. 近端。17. 中部。18. 大果毛冠菊舌片近端。
Figs. 10-18. SEM micrographs of the adaxial surface of the ligules in *Nannoglottis*. 10-14. *N. gynura*. 10. Proximal end. 11, 12. Middle. 13, 14. Distal end. 15-17. *N. latisquama*. 15, 16. Proximal end. 17. Middle. 18. *N. macrocarpa*, proximal end.

3 讨论

3.1 毛冠菊属的系统位置

我们发现在毛冠菊属毛冠菊组的短舌系(这一类群的舌片短,舌片颜色为栗色或淡紫红色,可以通称为短舌类型)中,舌片近轴面的细胞板状,长形,径向、切向壁直,外壁特征性加厚(玉龙毛冠菊、云南毛冠菊,图20,28,32)或明显特征性加厚(毛冠菊,图23,25,26),相邻细胞之间纹饰无系统连接,但在纹饰上出现了差异。毛冠菊舌片近轴面细胞的外壁中央为纵向的皱纹,两侧为横向条纹,近端和远端没有明显差别(图22,26);云南毛冠菊的舌片近轴面也是中央为纵向皱纹,两侧为横向条纹,但远端细胞的横向条纹逐渐明显,而且增多(图33);玉龙毛冠菊的舌片近轴面在3个种之间很独特,整个近轴面均是稀疏的纵向皱纹(图27-29)。

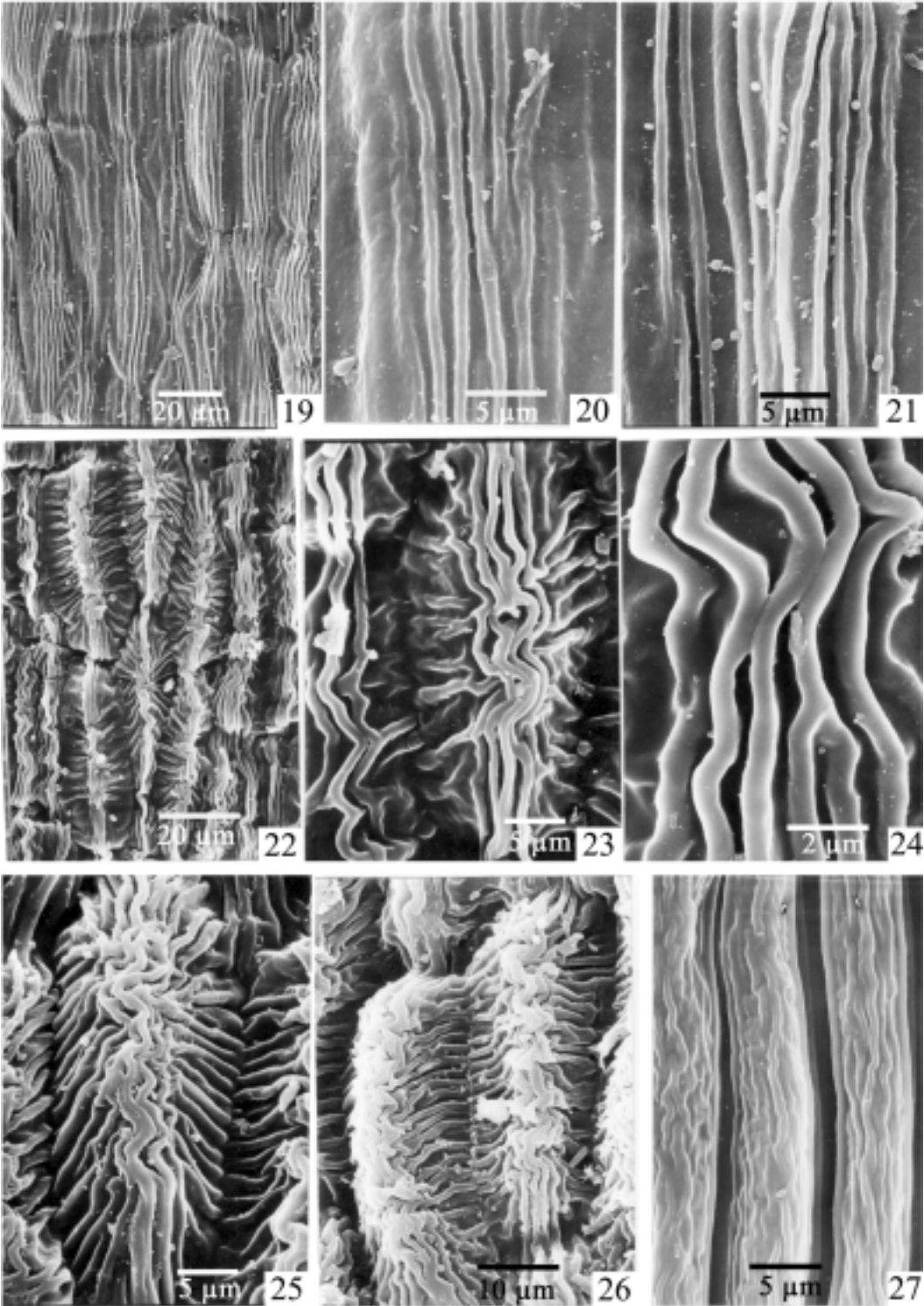
在毛冠菊属的单头组和毛冠菊组的长舌系(这些类群的舌片长,都为黄色,可以通称为长舌类型)中,细胞板状,长,径向、切向壁直,外壁特征性加厚,相邻细胞的纹饰无系统连接,这些特征与短舌类型的没有差别。在纹饰上,宽苞毛冠菊和大果毛冠菊中央具纵向的条纹或皱纹,但远端和近端细胞都没有横向皱纹出现(图15-17)。在青海毛冠菊、厚叶毛冠菊、狭舌毛冠菊中,中央具纵向的皱纹,但向远端时,细胞两侧开始逐渐出现不明显的横向皱纹(图1,6,7,9,10,14)。

Baagøe(1978)研究了紫菀族21个属398种植物的舌片近轴面表皮细胞的微形态,发现紫菀族的这一性状与其他族明显不同,即其表皮细胞外壁中央特征性加厚,并且角质层的纹饰总是横向的条纹或皱纹。

但Baagøe(1978)对旋覆花族旋覆花亚族Inulinae的7属10种植物的研究表明,该族的舌片近轴面表皮细胞既有千里光型的,也有帚菊木型的,其角质层纹饰为纵向或横向的条纹或皱纹,而其远轴面细胞的外壁角质层通常具纵向条纹。Baagøe(1978)对千里光族14属38种的研究发现,千里光族的舌片近轴面表皮细胞是千里光型或乳头状千里光型,其细胞角质层多为横向的皱纹,稀见纵向的条纹。至于Liabeae族,其舌片是典型千里光型的,有的种类表皮细胞外壁没有纹饰。以上这几个族的舌片近轴面表皮细胞的外壁中央都没有特征性加厚。

综上所述,毛冠菊属8个种在舌片近轴面表皮细胞中央特征性加厚这一性状上与紫菀族相同,但不如紫菀族的典型;在角质层的纹饰上则略有不同:毛冠菊属各个种加厚部分的中央全为纵向皱纹,两侧为明显或不明显的横向皱纹,有的种类(如宽苞毛冠菊和大果毛冠菊)中甚至不出现横向皱纹。

Baagøe(1978)还观察到,在紫菀族中,黄色舌片的近轴面细胞较短,外壁特征性加厚较不明显,而白色与粉红色舌片的近轴面细胞较长,外壁特征性加厚明显。毛冠菊属的舌片为黄色(长舌类型)、栗色或淡紫红色(短舌类型),其外壁特征性加厚大多数不是非常明显。综合考虑上述特征,毛冠菊属似更接近紫菀族,而与旋覆花族、千里光族以及Liabeae族关系较疏远。所以舌片微形态性状支持毛冠菊属与紫菀族关系密切,可以将其置于紫菀族内,但它在族内的系统位置可能比较特殊。最近,我们进行的分子系统学研究(Liu et al., 2002)结果显示,毛冠菊属为紫菀族的基部类群,与*Olearia* Moench和*Chilotrichum* Cass.两个属关系较密切。Noyes和Rieseberg(1999)的分子系统学结果初步确认*Oritrophium* Cuatrec.



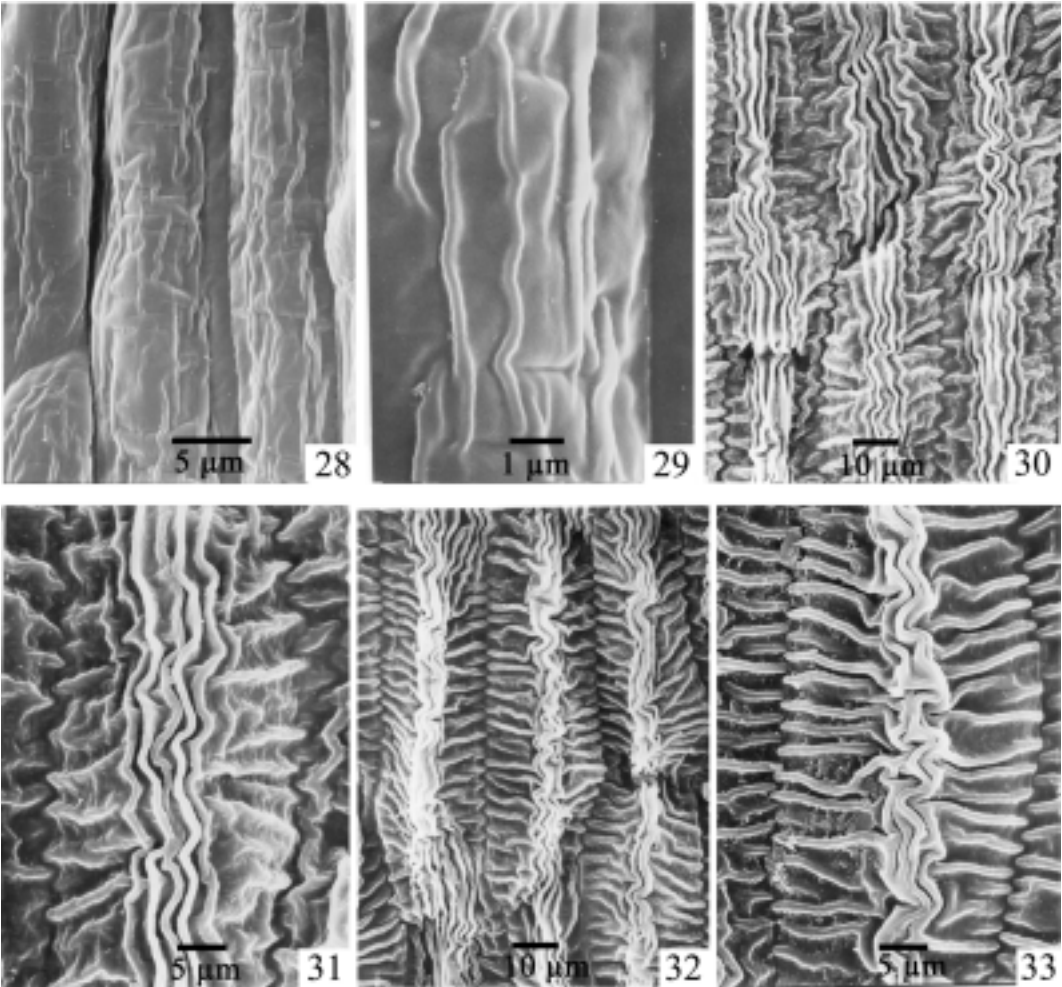


图28-33 扫描电镜下毛冠菊属舌片近轴面的微形态 28, 29. 玉龙毛冠菊舌片中部。 30-33. 云南毛冠菊。 30, 33. 远端。 31. 近端。 32. 中部。
Figs. 28-33. SEM micrographs of the adaxial surface of the ligules in *Nannoglottis*. 28, 29. *N. hieraciphylla*, middle. 30-33. *N. yunnanensis*. 30, 33. Distal end. 31. Proximal end. 32. Middle.

Pteronia L., *Olearia*, *Chilotrichum*, *Commidendron* DC., *Amellus* L.和*Felicia* Cass.等7个属为紫菀族的基部类群,加上我们确认的毛冠菊属在内,紫菀族的基部类群共有8个属。特别应该指出的是,在我们获得的ITS树上,毛冠菊属是紫菀族内最早分出的一支。由此推测,

←
图19-27 扫描电镜下毛冠菊属舌片近轴面的微形态 19-21. 大果毛冠菊。19, 21. 远端。20. 近端。22-26. 毛冠菊。22-24. 近端。25. 中部。26. 远端。27. 玉龙毛冠菊舌片远端。
Figs. 19-27. SEM micrographs of the adaxial surface of the ligules in *Nannoglottis*. 19-21. *N. macrocarpa*. 19, 21. Distal end. 20. Proximal end. 22-26. *N. carpesioides*. 22-24. Proximal end. 25. Middle. 26. Distal end. 27. *N. hieraciphylla*, distal end.

在紫菀族内,舌片近轴面表皮细胞外壁特征性加厚不明显可能为原始性状,而明显加厚可能为后出的性状。当然,这一推断还需要更多的证据,特别是要检查紫菀族更多的基部类群。

3.2 毛冠菊属的舌片微形态性状在属下分类中的应用

在毛冠菊属内,长舌类型的种类在舌片近轴面细胞形状和纹饰上比较接近,只是厚叶毛冠菊、狭舌毛冠菊和青海毛冠菊在远端细胞上出现了不明显的稀疏的横向皱纹,而宽苞毛冠菊和大果毛冠菊则没有横向皱纹出现;与长舌类型不同的是,短舌类型的种类如毛冠菊和云南毛冠菊的细胞两侧自近端至远端都有横向皱纹或条纹出现,越向远端越明显,这两个种在细胞形状上也比较接近,说明云南毛冠菊与毛冠菊可能关系密切。林镕和陈艺林(1965)曾怀疑短舌类型中的玉龙毛冠菊的舌片近轴面微形态特征是否为一个独立的种。我们的结果显示:玉龙毛冠菊的舌片近轴面微形态特征在短舌类型中乃至整个属中都非常特殊,其舌片近轴面细胞细长,纹饰为稀疏的不连续的纵向皱纹,无横向纹饰出现,与云南毛冠菊和毛冠菊相比,其舌片宽、短、柔软、纸质;云南毛冠菊和毛冠菊的舌片比较长、较宽,薄革质。因此,本文结果支持玉龙毛冠菊为一个独立的种,而且与云南毛冠菊和毛冠菊有明显区别。

致谢 感谢王文采和傅德志两位导师对第一作者的指导。肖荫厚先生在技术上给予许多有益的帮助,谨致谢意。

参 考 文 献

- Baagøe J. 1977. Microcharacters in the ligules of the Compositae. In: Heywood V H, Harborne J B, Turner B L eds. The Biology and Chemistry of the Compositae. London: Academic Press. 1: 119-139.
- Baagøe J. 1978. Taxonomical application of ligule microcharacters in Compositae, II: Arctotideae, Astereae, Calenduleae, Eremothamneae, Inuleae, Liabeae, Mutisieae, and Senecioneae. Botanisk Tidsskrift 72 (2-3): 125-147.
- Bremer K. 1994. Asteraceae: cladistics and classification. Portland: Timber Press.
- Franchet A R. 1896. Compositae novae e flora sinensi. Journal de Botanique 10: 368-386.
- Gao T-G, Chen Y-L. 2003. A new classification system of *Nannoglottis* (Astereae: Asteraceae). Compositae Newsletter 40: 34.
- Grau J. 1977. Astereae-systematic review. In: Heywood V H, Harborne J B, Turner B L eds. The Biology and Chemistry of the Compositae. London: Academic Press. 1: 539-565.
- Grierson A J C. 1964. A revision of the asters of the Himalayan area. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh 26: 67-163.
- Handel-Mazzetti H R E. 1937. Neue und bemerkenswerte chinesische Compositen, besonders aus dem Berliner Herbar. Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlen 13 (120): 607-661.
- Hansen H V. 1991. Phylogenetic studies in Compositae tribe Mutisieae. Opera Botanica 109: 1-50.
- Hoffmann O. 1890. Senecioneae. In: Engler A, Prantl K eds. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Wilhelm Engelmann. 4: 286-303.
- Jeffrey C, Chen Y-L. 1984. Taxonomic studies on the tribe Senecioneae (Compositae) of Eastern Asia. Kew Bulletin 39: 205-446.
- Jeffrey C. 1995. Compositae systematics 1975-1993: Developments and desiderata. In: Hind D J N, Jeffrey C, Pope G V eds. Advances in Compositae Systematics. Royal Botanic Gardens, Kew. 3-21.
- Karis P O, Eldenas P, Kallersjö M. 2001. New evidence for the systematic position of *Gundelia* L. with notes on delimitation of Arctoteae (Asteraceae). Taxon 50: 105-114.

- Ling R (林镨), Chen Y-L (陈艺林). 1965. Genera nova vel minus cognita familiae compositarum, . *Cavea* W. W. Smith et Small et *Nannoglottis* Maxim. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 10: 91-102.
- Liu J-Q (刘建全), Ho T-N (何廷农), Liu S-W (刘尚武). 2000. Systematic position of *Nannoglottis* Maxim. s.l. (Asteraceae): karyomorphological data. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 38: 236-241.
- Liu J-Q, Gao T-G, Chen Z-D, Lu A-M. 2002. Molecular phylogeny and biogeography of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Nannoglottis* (Asteraceae). Molecular Phylogenetics and Evolution 23: 307-325.
- Maximowicz C J. 1881. Diagnoses plantarum novarum Asiaticarum LV. Bulletin de l'académie impériale des Sciences de Saint-Petersbourg 27: 480-495.
- Nesom G L. 1994. Subtribal classification of the Astereae (Asteraceae). Phytologia 76: 193-274.
- Noyes R D, Rieseberg L H. 1999. ITS sequence data support a single origin for North American Astereae (Asteraceae) and reflect deep geographic divisions in *Aster* s.l. American Journal of Botany 86: 398-412.
- Zhang X-P, Bremer K. 1993. A cladistic analysis of the tribe Astereae (Asteraceae) with notes on their evolution and subtribal classification. Plant Systematics and Evolution 184: 259-283.